

オオムギのアントシアニン着色に関与する 2 遺伝子の連鎖研究

林 二郎・高橋隆平・守屋 勇

多くの花卉類の花弁の色調の変異や若干の果菜あるいは根菜類の着色は古くから多くの人々の注目を引き、育種の対象となってきた。そして 1930 年ごろからは、植物色素の化学とその遺伝とを結びつけるための努力がなされ、多くの知見が集積されるに至った（石倉、遠藤 1977 の総説をみよ）。しかしイネ科の植物では、トウモロコシやイネの場合を除き、植物体の着色の生化学遺伝の研究はごく少ない。オオムギでは、穂や粒にみられる黒色、紫色あるいは赤条とか、粒の糊粉層の青色が変種や品種の識別あるいは記載のための特徴としてとりあげられ、またそれらの遺伝様式の研究も可なり行なわれている。しかし、それらはいずれも特定の器官あるいは部位の着色の有無だけについての研究であり、着色の遺伝機構全般についての組織的な研究は全くないといつてよい。

著者らは以前から世界各地産の多数のオオムギ品種を連年栽培して、植物体各部の着色の有無、濃度などの調査を行ってきた。そしてすでに 1950 年にはその観察結果と、当時における遺伝研究の概要を報告した（高橋、山本 1950）。

この種の調査結果から概ね次のことが指摘できる。（1）オオムギにおけるアントシアニンによる着色は幼植物から成熟に至るあらゆる時期に認められるが、それが比較的明確に認められる部位は、葉先や葉縁、葉耳や葉舌、芒先、あるいは葉鞘や外穎などの太い脈の上部とか脈に沿った部分あるいは粒などで、いずれも内部組織に葉緑素を欠くような部位である。（2）調査品種の多くは植物体の何れかの部分に赤色乃至淡紅色の着色を示すが、どの器官の部分にも全く発色しない、無色の品種もある。（3）さらに重要なことは、有色の品種は全く例外なく幼苗の葉先や葉縁や芒先の部分に着色が認められることである。（4）そして、その他の部分、例えば葉耳や穎脈、稈あるいは節などにも可なり顕著な着色を示す品種があり、これらの部分の着色はたがいに相伴って起こるようであるが、全く関連のないものもあり、この点については、はっきりしたことはわからない。

上述の観察結果は、幼苗の葉先や芒先の着色の有無がアントシアニン形成の能否を推測するのに適した基本的特徴（形質）であることを暗示する。それでこの観点から、まず葉先の部分にも全く着色しない品種を選び出し、それらの間の相互交雑の結果から、無色品種には 2 劣性遺伝子の組合せから成る三つの遺伝子型のあることを知った。本報告ではこの二つのアントシアニン着色に関与する遺伝子の遺伝様式と連鎖関係に関する研究結果を取扱う。

材 料 と 方 法

まず現存の大麦品種の間で葉先の着色に関する遺伝子構成について変異があるかどうかを知る目的で、葉先に全く着色を示さない品種のうち、とくに産地の異なる 13 品種を選び、調査の材料とした。第 1 表にはそれらの産地と特性が示されている。これらのうち、Lyalpur (H. E. 3649) とコピンカタギとは交雑の F_1 が着色を示すことがわかったので、この両品種を分析品種として他の 11 品種との間に交雑を行なった。

第 1 表 葉先無色品種の産地と特性

品種名(系統番号)*	産 地	特 性	品種名(系統番号)*	産 地	特 性
丸 実 16 号 (J. 7)	北 海 道	六条, 裸性	T. 105 (T. 635)	トルコ	六条, 皮性
屋根裸 1 号 (J. 56)	京 都	" " 渦性	T. 391 (T. 131)	"	六条, 皮性
神 力 麦 (J. 361)	和 歌 山	" " "	T. 445 (T. 149)	"	二条, 皮, 滑芒
コピンカタギ(J. 369)	岡 山	" " "	E. 152 (E. 351)	エチオピア	六条, 裸性
鎌 折 1 号 (J. 92)	鹿 児 島	" " "	E. 173 (E. 358)	"	" "
Lyalpur (I. 317) (H.E. 3649)	パキスタ ン	二条, 皮, 滑芒, 長護頰	露 80 号 (U. 386)	ソ 連	二条, 皮性
			露 81 号 (U. 686)	"	六条 "

* 岡山大学農研保存番号

続いて Lyalpur×コピンカタギの交雑の F_2 における着色の有無の分離を調べた。同時に、遺伝子構成の異なる無色の 3 品種を片親とし、連鎖群標識遺伝子をふくみ、かつ、葉先に顕著な着色を示す 4 つの検定品種を他方の親として交雑を行ない、それらの雑種の F_2 および F_3 における葉先着色と諸形質の分離の状況を調査した。これらの品種名と遺伝解析の対象とした遺伝子を第 2 表に示す。

第 2 表 交雑に用いた系統の含む標識遺伝子一覧表

系 統 名	連 鎖 群 (染色体番号)					
	1	2	3	4	5	7
Lyalpur	<i>N</i>	<i>v, e</i>	<i>Uz</i>	(<i>hs</i>)*	<i>b</i>	<i>r, S</i>
コピンカタギ	<i>n</i>	<i>v, E</i>	<i>uz</i>	<i>hs</i>	<i>b</i>	<i>R, S</i>
丸 実 16 号	<i>n</i>	<i>v, E</i>	<i>Uz</i>	(<i>hs</i>)	<i>b</i>	(<i>R, S</i>)
Minn. 90-5	<i>N</i>	<i>V</i>	<i>Uz</i>	(<i>hs</i>)	<i>B</i>	<i>r, S</i>
T. 179	<i>N</i>	<i>v</i>	<i>Uz</i>	(<i>hs</i>)	<i>b</i>	<i>r, s</i>
黒麦 148 号	<i>N</i>	<i>v</i>	<i>uz</i>	<i>Hs</i>	<i>b</i>	(<i>R, S</i>)
無 葉 耳	<i>N</i>	<i>v, li</i>	<i>Uz</i>	(<i>Hs</i>)	<i>b</i>	(<i>R, S</i>)

*: () 内の遺伝子は調査せず

ほぼ同じ時期に葉鞘の着色の有無や毛茸の有無についても調査した。なお出穂期には芒先の着色の有無も調べ、その結果が幼苗の葉先着色の場合とよく一致することを認めたが、その記載はここでは省略した。その他の形質についてはたいてい成熟期に調査を行なった。

実験結果

1. 無色品種間交雑における有色型の分離

さきにも述べたように、葉先に全く着色を示さない二つの品種、コビンカタギと Lyallpur (=H. E. 3649) との F_1 雑種が葉先や芒先にも明瞭なアントシアニンによると

第3表 無色品種コビンカタギと Lyallpur との交雑の F_2 における葉先有色および無色個体の 9:7 の分離

年次	有色	無色	計	χ^2	P
1956	228	176	404	0.006	0.95—0.90
1957	353	240	593	2.579	0.20—0.10

思われる紅色を発現することを見出した。それゆえ、この両品種の間の交雑の F_2 個体を2カ年にわたり栽培し、葉先の有色と無色の個体の分離の状況を調査した。

第3表に示したその結果によると、兩年とも有色型と無色型は9:7の分離をすることが認められた。このこと

は葉先着色が二つの、おそらくたがいに独立の優性遺伝子の補足作用によって発現することを示している。いま、この両遺伝子を D. W. Roberston の指定に従い、 Clt と Clt_2 と仮定するとコビンカタギは第1の遺伝子 (clt)、Lyallpur は第2の遺伝子 (clt_2) が劣性であるため、ともにアントシアニン形成が起こらないものと説明できる。しかしこの論文ではこの両遺伝子対を、簡単のために、 C_1c_1 ($Clt\ clt$)、 C_2c_2 ($Clt_2\ clt_2$) と略記することとする。したがってコビンカタギの遺伝子型は c_1C_2 、Lyallpur のそれは C_1c_2 と表示される。

つぎに、この両品種を葉先着色に対する遺伝子型検定のための品種として、産地の異なる葉先無色の11品種と交雑し、それらの F_1 雑種の着色の有無を調査した。その結果は第4表のとおりである。

第4表 世界各地産の11の葉先無色品種に、2種類の無色検定品種コビンカタギおよび Lyallpur を交雑して得た F_1 雑種の着色の有無 (○と×)

♀	♂			♀	♂		
	コビンカタギ	Lyallpur	推定遺伝子型		コビンカタギ	Lyallpur	推定遺伝子型
Lyallpur	○	×	C_1c_2	コビンカタギ	×	○	c_1C_2
丸実16号	○	×	C_1c_2	E. 152	×	○	c_1C_2
鎌折1号	○	×	C_1c_2	E. 173	×	○	c_1C_2
神力麦	○	×	C_1c_2	露80号	×	×	C_1c_2
屋根稈1号	○	×	C_1c_2	露81号	×	×	C_1c_2
T. 105	○	×	C_1c_2				
T. 391	○	×	C_1c_2				
T. 445	○	×	C_1c_2				

この試験交雑の結果によると、これらの11品種は、表型的には葉先無色であるが、着色遺伝子の構成について三つの型に分たれる。第1は第4表の左側に示された丸実16号、鎌折1号、神力麦および屋根稈1号の日本の稈麦4品種とトルコ産の皮麦3品種、T. 105、T. 391 および T. 445 の計7品種で、何れも Lyallpur と同様コビンカタギとの交雑の F_1

では着色し、Lyallpur との交雑では無色であった。それゆえこれらは C_1c_2 の遺伝子構成を持つものといえる。つぎにエチオピア産の 2 系統、E. 152 と E. 173 はコピンカタギと同様に、Lyallpur との交雑の F_1 が着色し、コピンカタギと交雑したときは着色個体を生じない。これらは c_1C_2 の遺伝子構成をもつものといえる。第 3 群は露 80 号および 81 号の 2 品種で、両検定品種との交雑の F_1 植物にいずれも葉先の着色が見られず、したがってその遺伝子型は両劣性の c_1c_2 であるといえる。

2. 葉先着色遺伝子の連鎖関係

葉先着色に関与する 2 対の遺伝子 C_1c_1 と C_2c_2 の座乗染色体とその位置を明らかにするため、最初に第 3 表にかかげた コピンカタギ × Lyallpur の F_2 雑種における着色の有無と皮裸 (Nn)、条性 (Vv)、護穎の長短 (Ee)、並渦性 ($Uzuz$) および芒の粗滑 (Rr) との相互作用を調べた。その結果、葉先着色遺伝子は Nn (第 1 染色体)、 $Uzuz$ (第 3 染色体)、 Rr (第 7 染色体) とは独立であったが、第 2 染色体上の遺伝子 Vv と Ee とは確実に連鎖していることが認められた。しかしこの交雑では、 Vv などと連鎖している着色遺伝子が C_1 と C_2 の何れであるかは決定できない。何となれば、 F_2 の有色個体 (C_1C_2) と無色個体 ($C_1c_2 + c_1C_2 + c_1c_2$) の両個体群はともに両親から来た遺伝子を含むからである。それゆえ、その調査結果はここには表示しなかった。

さて、このような難点を克服し、 C_1 および C_2 との連鎖関係を別々に調べるため、次に述べる三つの方法を用いた。第 1 は、上と同じ交雑、コピンカタギ × Lyallpur の F_1 ($C_1c_1 C_2c_2$) にコピンカタギ (c_1C_2) と丸実 16 号 (C_1c_2) とをそれぞれ交雑する方法である。いまコピンカタギを戻し交雑したものを B-1、丸実 16 号を交雑したものを B-2 とかくと、B-1 において有色型と無色型の分離に関与する遺伝子は C_1c_1 であって、 C_2c_2 遺伝子はこれと無関係である。同様に B-2 では C_2c_2 のみが有色および無色型の分離に関与する。

第 5 表 コピンカタギ × Lyallpur の F_1 にコピンカタギを戻し交雑した場合 (B-1) と、Lyallpur と同型の無色品種丸実 16 号を交雑した場合 (B-2))、における葉先の着色の有無と 2 ~ 3 の標識遺伝子との関係

交雑番号	Xx	有 色		無 色		計	χ^2_L	P
		X	x	X	x			
B-1	Nn	36	37	36	39	148	0.030	0.9 ~ 0.8
"	Vv	31	42	34	41	148	0.110	0.8 ~ 0.7
"	$Uzuz$	40	33	41	34	148	0.000	極 大
B-2	Nn	33	27	34	32	126	0.130	0.8 ~ 0.7
"	Vv	5	55	49	17	126	53.370*	極 小

* C_2c_2 と Vv との組換え価: 17.46 %

第 5 表にはこの 2 種類の戻し雑種における葉先着色の有無と皮裸性 (Nn)、条性 (Vv) および並渦性 ($Uzuz$) との交互作用の結果が示されている。これによると、B-1 において C_1c_1 は Nn 、 $Uzuz$ のみならず、第 2 染色体上の Vv と全く独立であることがわかる。一方 B-2 において着色の有無に関与する C_2c_2 遺伝子は、 Nn とは独立であるが、 Vv とは

密接な連鎖関係があることが認められ、その組換え価は 17.46% と計算された。

第 2 の方法は若干の標識遺伝子をふくむ有色の品種 (C_1C_2) に 2 種類の無色の品種をそれぞれ 2 回交雑する方法である。第 6 表には有色品種, Minn. 90-5 にコビンカタギ (c_1C_2) および丸実 16 号 (C_1c_2) をかけたものをそれぞれ B-3 および B-4 とし、それらの戻し雑種における葉先の色の有無と Nn (第 1 染色体), Vv (第 2 染色体), $Uzuz$ (第 3 染色体), Bb (第 5 染色体) との関係が示されている。ここに B-3 で有色と無色の分離に関与するのは C_1c_1 遺伝子であり、B-4 では C_2c_2 遺伝子である。この結果によると、B-3 で、葉先着色の有無 (C_1c_1) は Vv をふくむ 4 遺伝子対とは独立であることが認められた。一方、B-4 で、着色の有無 (C_2c_2) は Nn および Bb とは独立であるが、第 2 染色体上の条性遺伝子 Vv とは密接に連鎖し、その組換え価は 12.71% と計算された。

第 6 表 有色品種に Minn. 90-5 (C_1C_2) に、それぞれコビンカタギ (c_1C_2) (B-3) および丸実 16 号 (C_1c_2) (B-4) を 2 回戻し交雑した場合の葉先着色の有無と 2～3 の標識遺伝子との関係

交雑番号	Xx	有 色		無 色		計	χ^2_L	P
		X	x	X	x			
B-3	Nn	45	52	56	63	216	0.000	極 大
"	Vv	50	47	58	61	216	0.170	0.7~0.5
"	$Uzuz$	51	46	66	53	216	0.300	0.7~0.5
"	Bb	49	48	65	54	216	0.460	0.5~0.3
B-4	Nn	68	64	50	53	235	0.210	0.7~0.5
"	Vv	116	17	13	90	236	131.250*	極 小
"	Bb	76	57	45	58	236	4.340	0.05~0.02

* C_2c_2 と Vv との組換え価: 12.71%

上の 2 実験は、最初の、無色品種相互交雑の結果から葉先の着色の有無が C_1c_1 と C_2c_2 の 2 遺伝子対の支配をうけるとの推測をたしかめることを主目的とし、併せて他の標識遺伝子との関係を知るために行なったものである。その結果、その推測の妥当性が認められ、かつ、 C_2 遺伝子が第 2 染色体上にあることを知った。

さて、上の第 2 の方法が連鎖研究に有効であれば、第 3 の普通の F_2 雑種分離法、すなわち、 $C_1C_2 \times c_1C_2$ および $C_1C_2 \times C_1c_2$ の F_2 雑種を用いてもとうぜん葉先着色の有無との連鎖関係を調査することは可能である。そして前者の交雑では、色の有無に C_1c_1 、後者では C_2c_2 が関与し、その分離比はともに有色 3 : 無色 1 となることが予期される。

第 7 表には第 2 実験に用いたのと同じ品種間の 2 種類の単交雑、すなわち、Minn. 90-5 (有色型, C_1C_2) にそれぞれ無色のコビンカタギ (c_1C_2) と丸実 16 号 (C_1c_2) を交雑して得た、 F_2 雑種世代における葉先着色の有無と 5 つの標識遺伝子、 Nn (1), Vv (2), $Uzuz$ (3), Bb (5) および Rr (7), との両性雑種分離の状況が示されている。その結果によると、両交雑とも、有色型と無色型の数は 3 : 1 分離の期待数によく適合した。そして、第 1 の交雑の F_2 分離の結果から、着色遺伝子の一つ C_1c_1 は Nn (1), Vv (2), $Uzuz$ (3) および穎の黒、白の Bb 遺伝子 (5) とはいずれも独立分離し、一方芒の粗滑に対する遺伝子 Rr との間

第7表 有色品種 Minn. 90-5 (C_1C_2) と無色品種コピンカタギ (c_1c_2) および丸実16号 (C_1c_2) との雑種 F_2 における葉先色の有無と標識遺伝子との関係

交 雑	Xx	有 色		無 色		計	χ^2_{df}	P	組換価
		X	x	X	x				
Minn. 90-5 × コピンカタギ	<i>Nn</i>	193	74	57	29	353	1.171	0.7~0.5	
	<i>Vv</i>	426	166	151	52	795	0.454	0.7~0.5	
	<i>Uzuz</i>	453	139	148	55	795	1.058	0.5~0.3	
	<i>Bb</i>	436	156	153	50	795	0.235	0.7~0.5	
	<i>Rr</i>	440	152	199	4	795	46.531	極 小	0.1647
Minn. 90-5 × 丸 実 16 号	<i>Nn</i>	244	77	92	29	442	0.001	極 大	
	<i>Vv</i>	291	30	29	92	442	223.068	極 小	0.1379
	<i>Bb</i>	235	86	93	28	442	0.628	0.5~0.3	
	<i>Rr</i>	249	72	82	39	442	4.787	0.05~0.02	

には密接な連鎖があることが認められ、16.47%の組換価を得た。したがって C_1c_1 遺伝子は第7染色体上にあることがわかった。なお、この交雑のほか、葉先有色品種、黒麦 148 号および無葉耳を片親として、コピンカタギとの交雑を行ない、その F_2 における C_1c_1 と葉鞘の毛の有無 *Hshs* (4) および *Lili* (2) との関係をしらべた。その結果 C_1c_1 は両標識遺伝子と独立であることが認められた (結果は省略)。

つぎに、第2の交雑の F_2 雑種分離の状況から、別の着色遺伝子 C_2c_2 は *Nn* (1), *Bb* (5) および上述の *Rr* (7) とはいずれも独立遺伝をするが、第2染色体上の条性遺伝子 *Vv* とは連鎖していることが認められた。得られた両遺伝子 $C_2c_2 \sim Vv$ 間の組換価は13.79%で、この値は第1および第2の戻し交雑実験で得た両遺伝子間の組換価と近似している。

最後に、上の実験で C_1 遺伝子が第7染色体上にあることを知ったので、第7染色体上における C_1 遺伝子と他の標識遺伝子との関係位置をきめるため、無色品種コピンカタギ (c_1c_2) の示す粗芒 (*R*) および長毛底刺 (*S*) に対応した第7染色体上の遺伝子 *r* (滑芒) と *s* (短毛底刺) を持つ葉先有色の品種 T. 179 (C_1C_2) との間に新たに交雑を行なった。そして、まずその F_2 世代における着色の有無と芒の粗滑、および底刺長短毛型の分離状況から C_1c_1 と *Rr* と *Ss* の3遺伝子間の組換価を求めた。そしてさらに信頼性の高い組換価を得るために、それらの F_2 個体のほとんど全部から個別別採種を行ない、次の季節に F_3 系統を育て、特性調査の結果それぞれの遺伝子型を決定した。このようにして、 C_1c_1 と *Rr*; C_1c_1 と *Ss* および *Rr* と *Ss* の各対別に、 F_2 と F_3 試験の結果に基づき F_2 の3種の表現型、すなわち、両優性 (AB) と2種類の単優性 (Ab と aB) 型のそれぞれに含まれる種々の遺伝子型の数から、三つの組換価を計算することができた。それで、 F_2 を加えた4資料源から得た組換価にそれぞれ重みづけを行なった上で平均の組換価を計算した。それらの結果は第8表に要約して示されている。この結果によると、後に第1図にも示すように、 C_1 遺伝子は滑芒遺伝子 *r* に近く、短毛底刺遺伝子 *s* と反対側にあることは明らかである。

第8表 葉先無色の遺伝子の一つ c_1 と第7染色体上の r (滑芒) および s (短毛底刺) との連鎖関係, コピンカタギ (c_1C_2) \times T. 179 (C_1C_2) の F_2 と F_3 試験の結果

連鎖遺伝子対	資料源	連鎖相	F_2 代の各表現型数と F_2 個体の各遺伝子型の数*	計	組換え価 (%)	重みづけられた 平均組換え価(%)
$C_1c_1 \sim Rr$	F_2	R	256 : 117 : 143 : 3	519	22.40	16.19 \pm 1.5946
	$F_3 C_1, R$	R	3 : 21 : 23 : 107	154	18.31	
	$F_3 C_1, r$	R	54 : 12	66	10.00	
	$F_3 c_1, R$	R	65 : 18	83	12.16	
$C_1c_1 \sim Ss$	F_2	R	270 : 103 : 133 : 13	519	31.48	33.55 \pm 2.3048
	$F_3 C_1, S$	R	9 : 32 : 31 : 87	159	32.24	
	$F_3 C_1, s$	R	29 : 32	61	35.56	
	$F_3 c_1, S$	R	34 : 42	76	38.18	
$Rr \sim Ss$	F_2	C	335 : 48 : 44 : 72	519	20.62	22.33 \pm 1.7196
	$F_3 R, S$	C	45 : 41 : 27 : 95	208	28.43	
	$F_3 R, s$	C	5 : 24	29	29.41	
	$F_3 r, S$	C	2 : 25	27	13.79	

* $F_2=AB:Ab:aB:ab$,

$F_3(AB)=AAbb:Aabb$,

$F_3(AB)=AABB:AaBB:AABb:AaBb$

$F_3(aB)=aaBB:aaBb$

考 察

オオムギの植物体各部分のアントシアニンによる紫や赤の着色に関する遺伝研究は1907年 Biffen により始められ, わが国でも1922年の三宅, 今井による報告がある. その後60年の間に若干の研究者によりさらに研究が進められてきた. とくに Buckley (1930) や Woodward 一派の研究はかなり広汎なものである. しかし, それらの研究は何れも異なった材料を用い, 違った器官における着色を取扱い, また同じ器官でも色の濃さの違うものを研究の対象としているものが多い. そしてそれぞれが, 独自の遺伝子記号を付与し, 他の研究者の結果との異同についてとくに調査研究は行なっていない. 中には, 特殊の交雑における分離比の説明に当り, 他の結果との矛盾をさけるために特殊の遺伝様式を仮定したと考えられるものも僅かながら見出される. したがって, 従来発表された諸結果はかなり錯雑している. Robertson ら (1941, およびその後の総説) はそれらの結果を比較考量して, 遺伝子記号の統一をはかっている. 本実験結果をふくめ, これらの諸結果をとりまとめて表示したのが第9表である.

この表においてわれわれは二つの顕著な事実を指摘することができる. 一つは, 植物体の種々の部位のアントシアニン着色が二つの優性遺伝子の補足作用により発現されることである. 他は着色に関係する遺伝子の一つは第2染色体上の遺伝子 (ここでは主として条性遺伝子 v との関係あげた) と連鎖していることである. すなわち, Buckley (1930) は若干の交雑で果皮の赤色が独立の2優性遺伝子 R と O の支配を受け, その一つの遺伝子 $R(Re_2$ と改変) は v と16.86%の組換え価で連鎖していることを示した. なお, その補足遺伝子 $O(Re)$ は第7染色体上の短毛底刺の遺伝子 s と34.65%で連鎖していると述べている. もっとも, この観察数は, 一つには取扱い個体数の少ないこともあって, 独立分

第9表 アントシアニンによる植物体の各器官における着色遺伝子の種類

器官と色	研究者	遺伝子記号	改変記号*	染色体	組 換 価	材 料 数 F ₂ F ₃
稈 紫	Biffen '07	P				
	三宅・今井 '22	P_1 P_2 } 補足		2	v と連鎖	347
	Buckley '30	P		2	v と 19.38%	693
	Woodward, Thieret '53	P C } 補足	Re_2	2	v と 13.2% (4~18%)	3039
			Re	5	B と 23.0% 31.0%	660 161
	Woodward '57	Re_2 Re } 補足		2	v と 14.0%	6762
				5	B と 45.1% (独立)	1004
果皮 紫 赤	Myler, Stanford '42	P	(Re_2)	2	v と 13.19%	924
	Buckley '30	R O } 補足	$Re_1=Re_2$	2	v と 19.38%	691
			Re	7	s と 34.65% (独立?)	171
頰脈 赤条		I J } 補足, R の抑制	J_1-J_2 J			
	Buckley '30	C_1 E F } 補足	P_c P_e P_f	2	v と 22.2%	68
稈 紫 頰稈 紫	Briggs, Stanford '43	Rs		1	n と 14.5%	607
	Robertson '33	Pr		2	v と 9.0%	892
	Woodward '47	Pr		2	v と 10.1%	6026 1367
葉鞘 赤	高橋ら '52	Pr		2	v と 8.4%	1011 195
	Takahashi et al. '72	Pr		2	v と 15.1%	926 421
葉先 赤	林ら (本報告)	$C_2(Ch-2)$ $C_1(Ch-1)$ } 補足		2	v と 13.4%	442 362(BC)
				7	r と 16.2% s と 33.6%	519 303 519 296
葉耳 赤条	Huber '29	P 色素遺伝子 R 強調遺伝子				
	Doney, Woodward '63	Pau		2	v と 28.0% Re_2 と 15.5% Pr と 25.9%	481 479 1743

* D. W. Robertson et al. 1941, 1955 による

離としての理論値にも適合する ($\chi^2=2.26$). Woodward と Thieret (1953) は稈の紫がやはり 2 優性遺伝子 $P(Re_2$ と改変) と $C(Re$ と改変) の支配をうけ, Re_2 は条性遺伝子 V と 13.2% (4~18%) の組換え価で連鎖していることを見出した. 一方 Re 遺伝子は黒色遺伝子 B (第 5 染色体) と 14~31% の組換え価で連鎖していることを報告したが, 後の報告 (Woodward 1957) ではこれを否定する結果を得た. さらに Myler と Stanford (1942) は果皮の紫を支配する P 遺伝子 (Re_2 と同じとみられる) と条性遺伝子との間の組換え価が 13.19% と計算されることを報告している.

穂以外の植物体部分における着色を支配する遺伝子の連鎖研究も若干報告されている. Briggs と Stanford (1943) は稈の赤色を支配する遺伝子 Rs は, 他の色素遺伝子と異な

り、第1染色体上の裸性遺伝子 n と 14.5%、青色糊粉層の遺伝子の一つ Bl_1 と 9.1%で連鎖していることをみた。われわれも植物体全体が濃紫色を呈する品種「大公館」との交雑で、この着色遺伝子がやはり第1染色体上の穂の疎密 (Ll) や皮裸 (Nn) と連鎖していることを示す結果を得ている(林ら未発表)。しかし、Robertson(1933)とWoodward(1947)はともに稈や稈など(straw)の紫の着色を生ずる Pr 遺伝子が条性遺伝子 v とそれぞれ 9.0% および 10.1%の距離にあることを報告している。

葉耳にあらわれる紫条の遺伝子について、Huber(1929)は着色遺伝子 P とその濃度を支配する R 遺伝子を仮定して説明している。DoneyとWoodward(1963)はこれを支配する遺伝子を Pau と名づけ、この遺伝子は v と 28.0%、 Pr (straw 紫) 25.9%、 Re_2 (稈の紫)と 15.5%で、それぞれ連鎖していることを報告している。

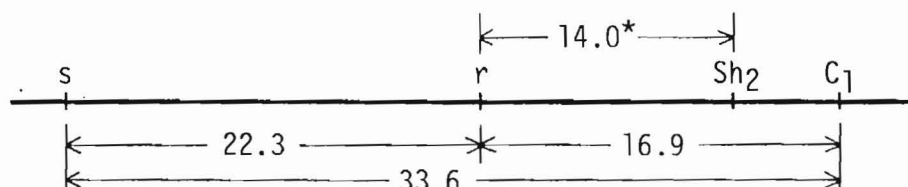
高橋ら(1952)およびTakahashi *et al.*(1972)は幼植物基部の葉鞘の着色に対する遺伝子が条性遺伝子 v とそれぞれ 8.4% および 15.1%で連鎖していることを広汎な F_2 と F_3 試験の結果から確かめた。この葉鞘着色の遺伝子は上述の Pr とほぼ同じ座位を占め、おそらくその複対立遺伝子とみなされるところから、同じ Pr という記号が与えられた。

さて、われわれは本実験で葉先の着色には二つの、互いに独立の優性遺伝子 C_1 と C_2 が関与し、その何れか一方、あるいは双方の座の劣性遺伝子の存在で葉先はもろろん植物体のどの部分にもアントシアニンによる着色が現われないことを確かめた。また、種々の交雑実験の結果から、 C_2c_2 遺伝子座は条性遺伝子 Vv と 13.43%の組換え価で連鎖していることを明らかにした。

ところで、高橋ら(1952)およびTakahashi *et al.*(1972)が葉鞘着色遺伝子 Pr の遺伝と連鎖の研究のため、交雑の片親として用いた葉鞘無色(pr)の品種はそれぞれLyalpur ($C_1C_1c_2c_2$) および岡育3号であった。後者はコピンカタギとの雑種の F_1 が葉先に着色を示したところから、やはり $C_1C_1c_2c_2$ の遺伝子構成を持つことが明らかである。それで葉鞘着色品種 $PrPr$ と葉先無色の品種 $C_1C_1c_2c_2$ との交雑の F_2 で葉鞘の着色の有無が 3:1 の分離を示したところからみて、 $Prpr$ と C_2c_2 とは相同あるいは少なくとも複対立する遺伝子であると考えることができる。

イネのアントシアニン着色については、長尾および高橋(萬)の一連の総合的研究によって、基本遺伝子 C (クロモーゲン)と A (アクチベーター)の共存が発色に必要であり、これらの座にある多くの複対立遺伝子や別の遺伝子座にある分布遺伝子の種々の組合せから異なる植物体の部位に、濃淡様々の着色の現われることが明らかにされた(長尾ら 1951, 1956, 高橋(萬) 1957, 1963)。オオムギでは上に述べたように、第2染色体上に稈の紫(P)、果皮の紫または赤(Re_2)、葉耳の赤条(Pau)、稈や稈の紫(Pr)などの遺伝子が座乗し、このほか稈の紫を支配する R_s 遺伝子が第1染色体上にあることが報告されている。これらの遺伝子がそれぞれ異なる座位を占めているかどうか、またそれぞれ別の色素遺伝子であるか、いわゆる分布遺伝子であるかどうかを明らかにするため、さらにイネにおけると同様な、総合的な研究を行なう必要がある。この場合、本研究で明らかにされた完全無色の品種であるLyalpurや丸実16号($C_1C_1c_2c_2$)とコピンカタギ($c_1c_1C_2C_2$)はその検定用品種として有用であろう。

最後にこの実験で葉先着色遺伝子の一つ C_1 が第7染色体上にあり、滑芒(r)および短毛底刺(s)とが $s-r-C_1$ の順序に配列されていることを示した。ところで、Takahashi



第1図 第7染色体上の4遺伝子の配列と組換え価(%)
(* Takahashi and Yasuda, 1956)

and Yasuda (1956) は春播性遺伝子の一つ Sh_2 と r と s の3遺伝子がやはりこの順序に配列されていることを報告している。それでこの二つの結果を一緒にして4遺伝子の第7染色体上における配列を図示すると第1図の如くなる。いまのところ C_1 と Sh_2 の r に対する相対位置については別の実験によって明らかにする必要があるが、両遺伝子のごく近くに座位することは疑いない。そしてこの事実は、東アジア地域に広く分布する春播型オオムギに多く保有される春播性遺伝子 Sh_2 の所在を標示するためこの葉先着色遺伝子 C_1c_1 が、交雑によっては、有効に利用できることを指摘しておきたい。

摘 要

オオムギでは植物体のどこかの器官、部位にアントシアニンによる着色がみられるとき、必ず幼苗の葉先に着色が現われることから、これはアントシアニン形成の基本的特徴と考えられる。それゆえ、葉先着色の有無の遺伝様式をしらべ、それに関与する遺伝子の連鎖関係を明らかにする目的で本実験を行なった。材料として、世界各地の品種中から葉先にも他のどの部分にも全く着色を示さない13品種を選び、それらの相互間交雑および適当な染色体標識遺伝子をふくむ若干の有色品種との間の交雑を行ない、それらの F_1 , F_2 , F_3 あるいは戻し雑種を用いた。その実験結果は次のように要約される。

1. 葉先の着色の有無に対しては C_1c_1 および C_2c_2 の2対の遺伝子に関与する。この遺伝子は $Cl_1 cl_1$ および $Cl_2 cl_2$ と名づけられたものである。
2. 葉先有色の品種はすべて c_1 と c_2 の両優性遺伝子を共有する。他方、葉先無色の品種中には $C_1C_1c_2c_2$, $c_1c_1C_2C_2$ および $c_1c_1c_2c_2$ の3種の異なる遺伝子構成を持つものがある。
3. C_1 遺伝子は第7染色体上にあり、滑芒遺伝子 r および短毛底刺遺伝子 s と連鎖を示し、 $s-r-C_1$ の順序に配列されている(第1図)。
4. C_2 遺伝子は第2染色体上に座乗し、条性遺伝子 v と13.4%の組換え価で連鎖しており、これは葉鞘着色の Pr 遺伝子と複対立するものと考えられた。
5. 従来のオオムギ植物体各部分の着色に関する遺伝研究結果のとりまとめを行ない、これらの総合的研究に関して葉先着色遺伝子を利用することの有用性について若干の考察を行なった。

文 献

- Biffen, R. H. 1907. The hybridisation of barleys. Jour. Agr. Sci. 2: 183-206.
- Briggs, F. N. and Stanford, E. H. 1943. Linkage relations of the Goldfoil factor for resistance to mildew in barley. Jour. Agr. Res. 66: 1-5.
- Buckley, G. F. H. 1930. Inheritance in barley with special reference to the color of caryopsis and lemma. Sci. Agr. 10: 460-492.
- Doney, D. L. and Woodward, R. W. 1963. Purple auricle inheritance and linkage in barley. Crop Sci. 3: 181-182.
- Huber, J. A. 1929. Vererbungsstudien an Gerstenkreuzungen. Biblioth. Genetica 14: 121-173. (長尾正人・高橋萬右衛門. 1947. 大麦の遺伝学より)
- 石倉成行・遠藤 徹. 1977. 植物色素と花色変異. 林孝三編, 植物遺伝学 II. 核酸と生合成産物. 裳華房. 339-401.
- 三宅騏一・今井喜孝. 1922. おおむぎの遺伝に関する研究 第1報. 植維. 36 (422): 25-38.
- Myler, J. L. and Stanford, E. H. 1942. Color inheritance in barley. Jour. Amer. Soc. Agron. 34: 427-436.
- 長尾正人・高橋萬右衛門. 1951. 稲の交雑に関する研究 XIII. 再び葉身の花青素着色に関する *Pt* 遺伝子に就て. 育維. 1: 129-136.
- Nagao, S., Takahashi, M. and Miyamoto, T. 1956. Genetical studies on rice plant. XX. Some chemical aspects on anthocyanin coloration caused by *C* and *Sp* allelomorphous series of genes. Bot. Mag. Tok. 69: 430-433.
- Robertson, D. W. 1933. Inheritance in barley. Genetics 18: 148-158.
- Robertson, D. W., Wiebe, G. A. and Immer, F. R. 1941. A summary of linkage studies in barley. Jour. Amer. Soc. Agron. 33: 47-64.
- Robertson, D. W., Wiebe, G. A. and Shands, R. G. 1947. A summary of linkage studies in barley: Supplement I, 1940-46. Jour. Amer. Soc. Agron. 39: 464-473.
- Robertson, D. W., Wiebe, G. A. and Shands, R. G. 1955. A summary of linkage studies in barley: Supplement II, 1947-53. Agron. Jour. 47: 418-425.
- Robertson, D. W. 1963. New genes in barley with their relation to linkage groups and chromosomes. Barley Genetics I: 159-180.
- Robertson, D. W., Wiebe, G. A., Shands, R. G. and Hagberg, A. 1965. A summary of linkage studies in cultivated barley, *Hordeum* species: Supplement III, 1954-1963. Crop Sci. 5: 33-43.
- Takahashi, M. 1957. Analysis of apiculus color genes essential to anthocyanin coloration in rice. Jour. Facul. Agr. Hokkaido Univ. 50: 266-362.
- 高橋萬右衛門. 1963. 日本稲と外国稲の遺伝子および連鎖群の同定. 育種学最近の進歩. 4: 3-14.
- 高橋隆平・山本二郎. 1950. 大麦品種の分類と地理的分布に関する研究 第12報. 植物体各部に於ける着色について. 農学研究. 39: 25-36.
- 高橋隆平・山本二郎・安田昭三・塩尻 勇. 1952. オオムギにおける連鎖関係の研究. 特に第I及びII連鎖群の遺伝子について. 農学研究. 40: 131-136.
- Takahashi, R. and Yasuda, S. 1956. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. Ber. Ohara Inst. landw. Biol., Okayama Univ. 10: 245-308.

- Takahashi, R., Hayashi, J. Konishi, T. and Moriya, I. 1972. Inheritance and linkage studies in barley V. Locating of seven new mutant genes. Ber. Ohara Inst. landw. Biol., Okayama Univ. 15 : 147-168.
- Woodward, R. W. 1947. The $I^h I$, i alleles in *Hordeum deficiens* genotypes of barley. Jour. Amer. Soc. Agron. 39 : 474-482.
- Woodward, R. W. and Thieret, J. W. 1953. A genetic study of complementary genes for purple lemma, palea, and pericarp in barley (*Hordeum vulgare* L.). Agron. Jour. 45 : 182-185.
- Woodward, R. W. 1957. Linkages in barley. Agron. Jour. 49 : 28-32.